

# Importancia de los arbustos en los ecosistemas semiáridos de Chile

J.R. Gutiérrez, F.A. Squeo

Departamento de Biología, Universidad de La Serena, Casilla 599, La Serena, Chile - Centro de Estudios Avanzados en Zonas Áridas (CEAZA)

Los arbustos leñosos y las cactáceas representan formas de vida peculiares de los ambientes áridos y semiáridos de Chile. Contribuyen significativamente a mantener la integridad física de los ecosistemas semiáridos a través de evitar o aminorar la erosión de los suelos. Hacen aportes importantes a la constitución orgánica de los suelos y bajo sus copas existen condiciones más favorables para el reclutamiento de plántulas de arbustos y de plantas herbáceas. Los arbustos son importantes no sólo porque confieren estabilidad estructural sino porque además contribuyen significativamente a mantener la alta biodiversidad de los ecosistemas semiáridos. La eliminación de la vegetación arbustiva acelera el proceso de la erosión y consiguientemente de la desertificación y, además, se pierden importantes funciones ecosistémicas.

## Introducción

Los arbustos leñosos y las cactáceas representan formas de vida peculiares de los ambientes áridos y semiáridos de Chile (Armesto *et al.*, 1993). En la zona semiárida de Chile la vegetación espontánea tiende a estar dominada por arbustos deciduos de verano, y en proporción menor, de arbustos siempreverdes (Fuentes, 1988). Los arbustos de hoja decidua, asociados a la ausencia de lluvias, eliminan parcial o completamente su follaje en el verano (Olivares y Squeo, 1999; Squeo *et al.*, 1999).

Una característica que distingue los paisajes de la zona semiárida de Chile es su relieve accidentado, lo que los hace muy propensos a la erosión por lluvias o por el viento. En su límite oriental se encuentra la Cordillera de Los Andes, con laderas muy escarpadas que miran hacia el Océano Pacífico. Sus altitudes sobrepasan frecuentemente los 3.000 m de altitud, con máximos sobre los 6.000 m. Esta cordillera acumula grandes cantidades de agua en forma de nieve y hielo durante el invierno, que luego, durante el verano al producirse el deshielo, escurre a través de los valles que corren en la dirección este-oeste. Los ríos presentan una marcada conducta torrencial con una gran capacidad de arrastre de partículas (Solbrig, 1984). Cercana a la costa occidental se encuentra la Cordillera de la Costa, que raramente sobrepasa los 1.000 m de altitud. En la zona semiárida de Chile la Cordillera de los Andes y las serranías costeras están unidas en un gran macizo seccionados por las valles fluviales que corren de este a oeste (Fuentes, 1988; Novoa y López, 2001).

La vegetación arbustiva contribuye a frenar el desgaste del relieve en estos ambientes. Por un lado el follaje y la hojarasca de los arbustos reducen la velocidad y, por consiguiente, la energía de las gotas que impactan el suelo. Por otro lado, el tronco y las raíces disminuyen la capacidad de los distintos agentes climáticos para transportar materiales (Espinoza *et al.*, 1988). Las gotas que precipitan lo hacen con menos violencia y capacidad de remoción del suelo, y el agua que escurre lo hace a menor velocidad y así arrastra una menor cantidad de partículas. La vegetación también reduce el potencial erosivo del viento.

La interacción entre el régimen de precipitaciones y temperaturas, la inclinación de las laderas y la vegetación que sobre ella se establece alcanzan un equilibrio en que la tasa de formación de suelos es similar a la tasa de pérdidas de suelo producida en el proceso de erosión natural (Espinoza *et al.*, 1988). La remoción de la vegetación arbustiva por el hombre (para leña o para alimentar ganado) puede acelerar dramáticamente los procesos erosivos. Shachak *et al.* (1998) han demostrado que una reducción en la cobertura arbustiva aumenta el lavado de nutrientes y la desertificación en zonas áridas y semiáridas. Por ejemplo, la destrucción del matorral siempreverde en Chile central ha conducido a un dramático

empobrecimiento del suelo y dejado el paisaje dominado por una flora anual, con parches de arbustos dispersos (Fuentes, 1994). Los arbustos invasores en matorrales degradados pertenecen usualmente a un conjunto diferente de especies en relación a las especies leñosas más grandes que dominaban el paisaje original (Bisigato y Bertiller, 1997).

## El papel de los arbustos en los ecosistemas semiáridos de Chile

La importancia de los arbustos no es sólo por su capacidad de mantener la estructura física de los paisajes, sino también por su contribución en el funcionamiento de los ecosistemas. Los ecosistemas áridos y semiáridos muestran usualmente un patrón en mosaico, con parches que tienen una biomasa relativamente alta dispersos en una matriz de suelo pobre en vegetación (Aguilar y Sala, 1999). Este patrón en mosaico puede ocurrir aun en paisajes relativamente homogéneos y permanecer relativamente constantes en el tiempo, lo que sugiere que los diferentes tipos de parches representan estados alternativos estables (Holmgren y Scheffer, 2001). Por ejemplo, en un estudio sobre la extensión de parches leñosos en una matriz herbácea en Chile central semiárido reveló que virtualmente no había cambios sobre un período de 30 años (Fuentes *et al.*, 1984). Gutiérrez *et al.* (1993a) documentaron que en el Parque Nacional Bosque de Fray Jorge (norte-centro de Chile) la cobertura de la vegetación arbustiva no ha cambiado en los últimos 50 años, a pesar de la considerable variación y disminución que han experimentado las precipitaciones en este período. Estas evidencias indican que estos parches leñosos son muy estables.

Las interacciones suelo-planta pueden jugar un papel relevante en determinar la estabilidad de la cobertura de arbustos leñosos (Shachak *et al.*, 1998). Los arbustos y la hojarasca depositada bajo ellos permiten que la precipitación sea absorbida por las capas superiores del suelo y quede disponible para la absorción por las plantas. Cuando se pierde la cobertura arbustiva (por tala, quema o pastoreo) disminuye la infiltración de agua y aumenta la escorrentía. Esto dispara una serie de retroalimentaciones positivas. El suelo desnudo promueve la formación de una costra superficial debido al impacto directo de las gotas de lluvia y esta costra física reduce aún más la infiltración de agua (Shachak *et al.*, 1998). Esta reducción en la disponibilidad de agua disminuye las posibilidades de establecimiento y crecimiento de plántulas (reclutamiento de nuevas plantas) y por lo tanto la cobertura vegetal. Los suelos desnudos son además muy susceptibles a la erosión por agua y viento, causando una remoción neta de nutrientes de los parches degradados. Debido a que la respuesta de la erosión a la cobertura de plantas no es lineal, cambios muy pequeños en la cobertura de plantas cercanos a un umbral crítico pueden causar cambios muy grandes en erosión (Holmgren y Scheffer, 2001).

## Efecto nodriza de los arbustos en los ecosistemas semiáridos

Las interacciones de facilitación entre plantas son también importantes en los ecosistemas áridos y semiáridos. En ellos el reclutamiento de plantas no ocurre en los espacios abiertos, sino bajo la sombra de árboles o arbustos nodriza (Del Pozo *et al.*, 1989). Una planta que provee de protección a sus plántulas o a las de otras especies en un ambiente hostil, mientras ella crece lo suficiente para enfrentar los embates del medio por sí mismas, se denomina una planta nodriza (Muller, 1953; Niering *et al.*, 1963; Steenbergh y Lowe, 1969). Una de las razones principales detrás de este efecto nodriza es un mejoramiento en las relaciones hídricas de las plántulas (Holmgren *et al.*, 1997). En la sombra de una planta nodriza, las temperaturas del aire y del suelo son más bajas, y el contenido del agua de las capas superficiales del suelo tienden a permanecer más altas (Joffre y Rambal, 1988; Del Pozo *et al.*, 1989). Por lo tanto, las plántulas experimentan menos estrés hídrico y térmico (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Aguilar y Sala, 1994). El efecto nodriza, junto con el hecho que los arbustos adultos son relativamente menos sensibles a la sequía y herbivoría, explica por qué la vegetación leñosa madura puede persistir y rejuvenecerse donde el establecimiento de plántulas en la ausencia de sombra de vegetación leñosa nodriza es imposible.

Los efectos de las plantas nodrizas también se extienden a las plantas anuales de ecosistemas semiáridos. Aparentemente, la razón para esta asociación es que la forma de crecimiento de los arbustos actúa como una trampa colectora de restos orgánicos transportados por el viento. Estos restos orgánicos se acumulan bajo la copa de los arbustos proveyendo de un mejor sustrato a las anuales que el suelo abierto. Estudios realizados en ecosistemas semiáridos muestran que los nutrientes del suelo pueden limitar la producción biológica en épocas cuando la humedad del suelo no es limitante para el crecimiento de las plantas (West y Skujins, 1978). La distribución vertical y horizontal de nutrientes del suelo está estrechamente relacionada con la distribución de la vegetación, su composición y biomasa (West y Klemmenson, 1978). En asociación directa con la presencia de árboles y arbustos, los nutrientes están concentrados en parches o 'islas de fertilidad' (García-Moya y McKell, 1970), denominados también mosaicos de acumulación de nitrógeno (Nishita y Haug, 1973; Charley y West, 1975) o de disponibilidad de nitrógeno (Tiedeman y Klemmenson, 1973). Este patrón espacial resulta de los árboles o arbustos que absorben nitrógeno a través de sus sistemas radiculares y que son retornados al suelo cuando eliminan sus hojas. Gutiérrez *et al.* (1993b) mostraron que bajo la copa del arbusto *Porlieria chilensis* había seis veces más nitrógeno, tres veces más materia orgánica y dos veces más fósforo comparado a los espacios abiertos. En el mismo sitio, Aguilera *et al.* (1999) mostraron que los niveles de nitrógeno bajo la copa del arbusto deciduo de verano *Adesmia bedwellii* fue el doble al encontrado en los espacios abiertos. Además, la actividad

descomponedora se ve incrementada por la temperatura moderada y por el aumento de la infiltración y retención de la humedad del suelo que prevalece bajo la sombra de los arbustos de ecosistemas semiáridos (Aguilera *et al.*, 1999). Estas islas pueden ser tan fértiles como áreas características de ecosistemas más húmedos (Romney *et al.*, 1978).

Los microorganismos asociados con las islas de fertilidad son importantes para el crecimiento de las plantas, ya que favorecen la asimilación de nutrientes (Davison, 1988), producen hormonas que promueven el crecimiento (Denarie *et al.*, 1992), fijan nitrógeno (Farnsworth *et al.*, 1978), suprimen patógenos (Shippers *et al.*, 1987) y permite la disolución de minerales (Nakas y Klein, 1980). Aguilera *et al.* (1999) encontraron que el número de bacterias y esporas de micorrizas vesículo-arbusculares fueron significativamente más altas bajo el dosel del arbusto *Adesmia bedwelli* que en los espacios entre arbustos. Ovalle *et al.* (1993) mostraron como los niveles de nitrógeno del suelo se aumentan significativamente con la presencia de leguminosas arbustivas leñosas (por ejemplo *Acacia caven*) que tienen asociaciones con bacterias fijadoras de nitrógeno, mejorando considerablemente la productividad de la pradera.

En desiertos norteamericanos, el crecimiento de hierbas anuales de invierno parece ser tan dependiente de la disponibilidad de nutrientes, que las islas de fertilidad bajo arbustos sostienen plantas mucho más grandes y con más eficiencia de producción que los suelos pobres en nutrientes de las áreas abiertas (Halvorson y Patten, 1975; Patten, 1978). En el Parque Nacional Bosque de Fray Jorge, hubo cuatro veces más especies de hierbas anuales fuera que bajo la copa de *Porlieria chilensis*, sin embargo no había diferencias en la biomasa sobre el suelo (Gutiérrez *et al.*, 1993b). Es decir, había menos plantas pero más grandes bajo la copa de la *P. chilensis*. Ciertas especies de anuales estuvieron presentes sólo en las áreas bajo arbustos (*Moschardia pinnatifida*, *Schizanthus litoralis* y otras especies) mientras que otras estuvieron presentes sólo en las áreas abiertas (por ejemplo *Plantago hispidula*). Las especies dominantes bajo arbustos en años lluviosos están prácticamente ausentes en años secos (Gutiérrez *et al.*, 1993a) y completamente ausentes en áreas sin arbustos leñosos (Gutiérrez, 1992). Los datos de nutrientes bajo y fuera de la copa de *P. chilensis* sugiere que las hierbas anuales que crecen relativamente cerca pueden estar expuestas a tasas significativamente diferentes de aportes de nutrientes. Cuando hay una gran heterogeneidad en la abundancia de recursos, las especies que son competidoras en ambientes más homogéneos pueden coexistir a través de una segregación espacial a pequeña escala (Tilman, 1980; Tilman, 1982). Por lo tanto, los arbustos leñosos, al generar estos mosaicos de fertilidad están contribuyendo significativamente a la diversidad de plantas anuales en la zona semiárida de Chile.

La tala de arbustos probablemente ha aumentado la erosión y dispersión de nutrientes almacenados bajo los mismos, afectando la supervivencia de plantas nativas que están restringidas a estos micrositios ricos en nutrientes. La misma alteración, por otro lado, puede haber proveído de sitios favorables para la propagación de especies ahora abundantes en los espacios abiertos, principalmente exóticas. La reducción de la cobertura vegetal también reduce la capacidad del suelo para retener agua y aumenta la tasa de evaporación (Keeley y Johnson, 1977), facilitando la invasión de especies anuales introducidas que tienen requerimientos hídricos más bajos (Vidiella y Armesto, 1989) y acelerando la reducción de especies anuales nativas asociadas a árboles y arbustos.

El clima de la zona costera semiárida de Chile se caracteriza por tener durante gran parte del año una alta humedad relativa producto de las neblinas costeras provenientes del Océano Pacífico que se introducen entre 10-20 km hacia el interior (Rundel *et al.*, 1991). Estas neblinas pueden ser interceptadas por la vegetación arbustiva manteniendo húmedas las capas superficiales del suelo. Cuando la Cordillera de la Costa se encuentra cercana al borde costero y alcanza alturas superiores a los 500 m, la neblina es más densa y permite el mantenimiento de formaciones boscosas (Kummerow, 1966).

El efecto nodriza proporcionado por los arbustos leñosos y cactáceas en zonas áridas y semiáridas no sólo está limitado a otorgar condiciones más favorables para la germinación y crecimiento de las plantas. También muchas veces proporcionan un refugio a las plantas frente a la acción de los herbívoros. En el norte-centro de Chile, cactus como *Echinopsis chiloensis* pueden proteger del sobrepastoreo a arbustos palatables como *Flourensia thurifera* o *Balbisia peduncularis*. Bajo la protección de estos cactus, los arbustos son mucho más grandes y sin indicios de ramoneo por cabras en contraste con las plantas que crecen en los espacios abiertos (**Fig. 1**).

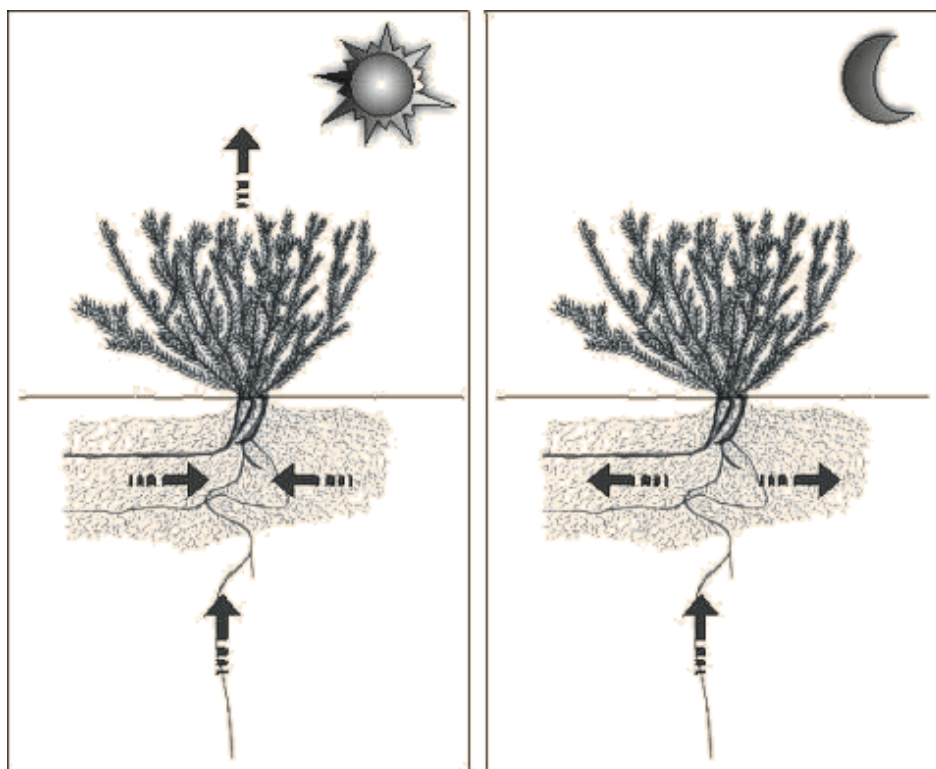


**Figura 1.** Se indica con la mano derecha (lado izquierdo de la foto) una mata de *Flourensia thurifera* que está creciendo en espacio abierto y que ha sido casi completamente comida por cabras y con la mano izquierda (lado derecho de la foto) una *F. thurifera* creciendo en el interior del cactus *Echinopsis chiloensis* y que muestra un menor daño por pastoreo de cabras.

## Levantamiento hidráulico de los arbustos

Los arbustos y árboles con raíces pivotantes que alcanzan capas freáticas pueden también facilitar la presencia de otras plantas a través del levantamiento hidráulico. El fenómeno del levantamiento hidráulico define el transporte de agua por las raíces desde estratos profundos y húmedos a estratos superficiales y secos del suelo donde se produce su almacenamiento (León y Squeo, 2003) (**Fig. 2**). En un ciclo día/noche, se producen aumentos en el potencial hídrico del suelo asociados con el flujo nocturno de agua desde las raíces y disminuciones diurnas del potencial hídrico del suelo asociados con la transpiración. El levantamiento hidráulico implica una efectiva explotación del agua subterránea, conduce a una disminución del estrés hídrico en verano, mantiene una humedad suficiente en el suelo para promover la solubilización de nutrientes del suelo, constituye un promotor de procesos microbianos que liberan nutrientes de fracciones orgánica y minerales del suelo y mantiene la integridad de asociaciones de micorrizas simbióticas en períodos en que el suelo está seco, entre otros (Caldwell *et al.*, 1998; Horton y Hart, 1998; Pate y Dawson, 1999) (**Tabla 1**).





**Figura 2.** Patrones del movimiento de agua a través del sistema radicular de un arbusto (*Pleocarphus revolutus*) de acuerdo a la hipótesis del levantamiento hidráulico. Durante el día, las raíces absorben agua desde las profundidades del suelo la cual es transpirada por las hojas. Durante la noche, la transpiración es mínima y los potenciales hídricos de la planta pueden aumentar sobre los potenciales hídricos del suelo, de modo que el principal transporte de agua ocurre desde las capas más profundas del suelo a través de las raíces de la planta a las capas superficiales y secas del suelo. Este proceso nocturno es pasivo, conducido por una diferencia de potencial hídrico a favor del suelo.

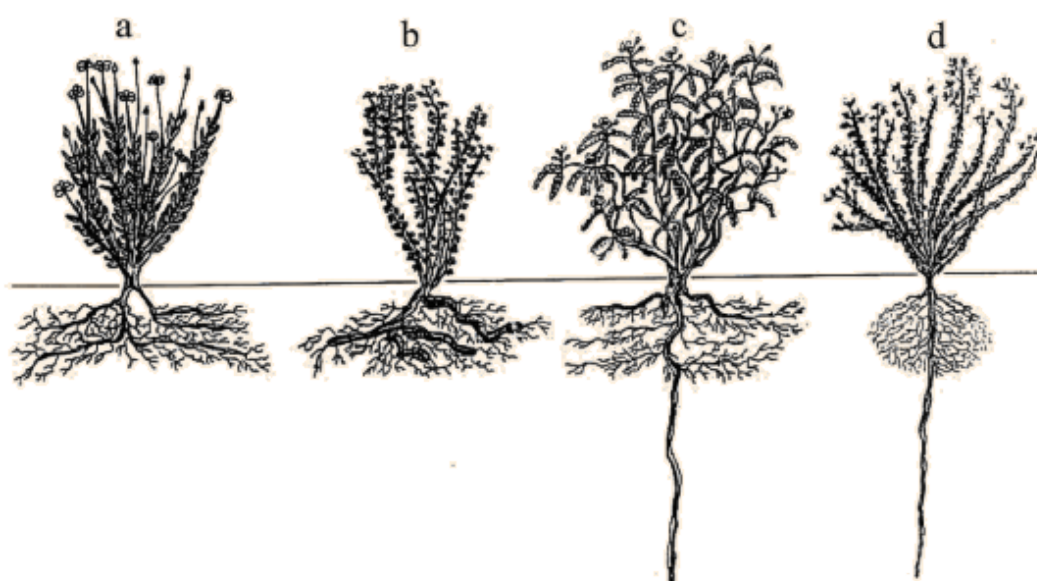
**Tabla 1.** Síntesis de potenciales efectos del levantamiento hidráulico (LH) a diferentes escalas espaciales. Basado en Horton y Hart (1998) y León y Squeo (2003).

Individual	Comunidad	Ecosistema
Altera la distribución del agua del suelo	Incrementa la habilidad competitiva del levantador hidráulico	Incrementa la productividad primaria debido a la mayor ganancia de carbono individual
Reduce el cierre estomático y/o incrementa la transpiración	Incrementa la habilidad competitiva para las plantas vecinas no levantadoras capaces de utilizar el LH	Altera el balance hídrico del ecosistema (mayor evapotranspiración)
Incrementa la ganancia de carbono debido a la mayor transpiración	Altera la composición de la comunidad y patrones de distribución	Altera el ciclo de nutrientes debido al aumento de los procesos en la rizósfera

La capacidad para realizar levantamiento hidráulico ha sido discutida en el contexto de las interacciones positivas (facilitación). En este caso, la relación positiva depende de la arquitectura radicular específica que permite a las especies facilitar el ascenso del agua y depositarla cerca de la superficie, donde puede ser utilizada por otros individuos (Callaway 1995). Emerman y Dawson (1996) encontraron que el aumento en los niveles de humedad del suelo superficial permitía un crecimiento mayor y más vigoroso de la mayoría de las especies herbáceas en una zona dentro de 2 m alrededor de la base de los árboles. Estos árboles tienen un efecto positivo sobre la comunidad de plantas herbáceas al proveer agua que de otro modo sería inaccesible. El trabajo clásico de Dawson (1993) permitió dilucidar las interacciones positivas planta-planta debido a este fenómeno al establecer los porcentajes de aprovechamiento de agua liberada por el 'levantador hidráulico' *Acer saccharum*. Posteriormente, Dawson (1996) mostró que individuos más maduros de *A. saccharum* realizaban levantamiento

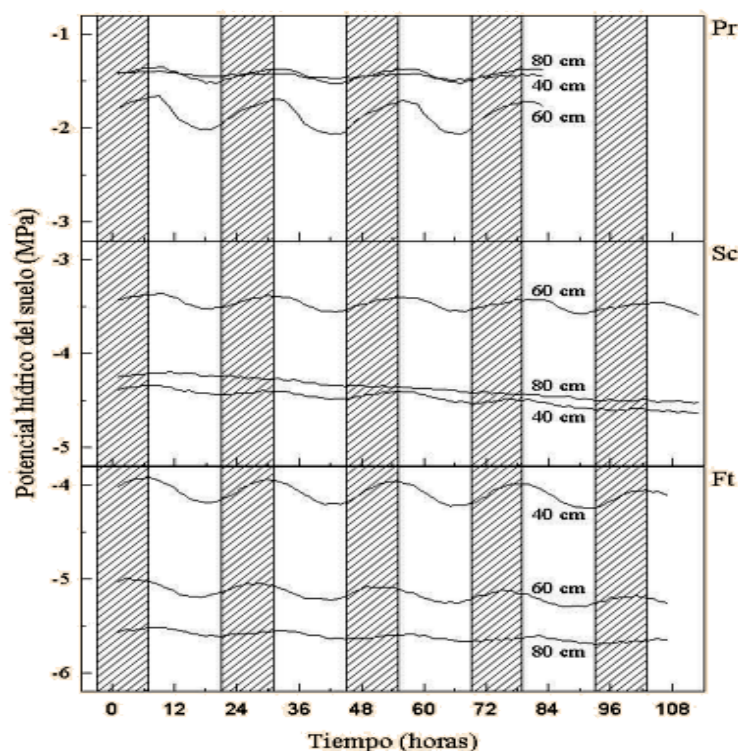
hidráulico aprovechando las fuentes de agua subterránea, mientras que los individuos jóvenes sólo utilizaban fuentes de agua superficiales. En ambos estudios, el uso de isótopos estables complementó la utilización clásica para medir las fluctuaciones de los potenciales hídricos en la rizósfera de las plantas, promoviendo una nueva herramienta de medición ecofisiológica en los estudios de los sistemas radiculares (Squeo y Ehleringer, 2003).

Investigaciones que hemos realizado sobre la forma en que los arbustos nativos del desierto costero del norte-centro de Chile absorben el agua y la utilizan para la producción de materia seca, nos han permitido evaluar la incidencia del levantamiento hidráulico (Squeo *et al.*, 1999, 2000; Torres *et al.*, 2002; León y Squeo, 2003). Tres antecedentes importantes son los siguientes. 1) La composición isotópica de hidrógeno ( $\delta^{2}\text{H}$ ) del agua en el xilema de tallos y raíces de las especies arbustivas mostró el uso primario de dos fuentes de agua: precipitaciones y agua subterránea (Squeo *et al.* 1999). 2) Los patrones morfológicos de los sistemas radiculares de las diferentes especies favorecerían el uso de las distintas fuentes de agua (Squeo *et al.*, 1999; Olivares, 2003) (**Fig. 3**). Así, el patrón radicular dimórfico de algunas especies aumentaría las probabilidades de que el fenómeno ocurra. 3) Los episodios de sequía y humedad a los que está sometida la zona, en parte debido a la influencia de El Niño-Oscilación del Sur (ENOS), promueve el que algunas plantas sean capaces de desarrollar estrategias para mantener y/o extender su actividad en los meses con menor humedad, situación en la que el levantamiento hidráulico es percibido.



**Figura 3.** Arquitecturas radiculares que presentan las especies arbustivas en Quebrada El Romeral, norte-centro de Chile (según Squeo *et al.*, 1999): a) superficial (*Encelia canescens*), b) superficial suculenta (*Oxalis gigantea*), c) dimórfica (*Senna cumingii*) y d) profunda (*Haplopappus parvifolius*).

En Quebrada El Romeral (29°43'S - 71°14'O, 300 msnm), León (2002) verificó que los arbustos *Pleocarphus revolutus* (hábito siempreverde), *Senna cumingii* (siempreverde y decidua de sequía) y *Flourensia thurifera* (decidua), realizaban levantamiento hidráulico. Este estudio mostró fluctuaciones de los potenciales hídricos del suelo superficial ( $\Psi_s$ ) asociados a ciclos día-noche en la rizósfera de las tres especies evaluadas. Los  $\Psi_s$  aumentan durante la noche y disminuyen durante el día, mostrando el comportamiento característico de las plantas que realizan levantamiento hidráulico (**Fig. 4**). El levantamiento hidráulico en estas tres especies tiene una estacionalidad ligada a la diferencia de potencial hídrico entre el suelo superficial y la planta, con mínimos en los periodos del año con mayor humedad en el suelo (invierno a inicios de primavera) y máximos en verano.



**Figura 4.** Fluctuaciones diarias de los potenciales hídricos del suelo en la rizósfera de *Pleocarpus revolutus* (Pr), *Senna cumingii* (Sc) y *Flourensia thurifera* (Ft) durante varios días consecutivos en enero de 2001 en Quebrada El Romeral, norte-centro de Chile. La zona achurada representa un ciclo de 24 horas (León, 2002).

El levantamiento hidráulico tiene implicancias positivas importantes en la interacción planta-planta, especialmente en ecosistemas con prolongados períodos de sequía (Squeo *et al.* 1999). La germinación de especies leñosas nativas del desierto costero ocurre después de las abundantes lluvias invernales asociadas al fenómeno de ENOS (Olivares y Squeo 1999; Holmgren y Scheffer, 2001; Holmgren *et al.*, 2001). Las especies que realizan levantamiento hidráulico podrían actuar como nodrizas aumentando la sobrevivencia de plántulas durante los meses más secos (Narria & Squeo, en prep.). Por otro lado, los levantadores hidráulicos podrían también aumentar la sobrevivencia de verano en las especies con sistema radicular superficial. Estos beneficios necesitan ser evaluados en el contexto de los programas de manejo y restauración ecológica de las zonas áridas y semiáridas.

## Agradecimientos

El Fondo Nacional de Ciencia y Tecnología de Chile (FONDECYT 1030225 y 1030428, los más recientes) y la *US National Science Foundation* han financiado varios de los estudios mencionados en este trabajo.

## Referencias

- Aguiar, M.R. y Sala, O.E. 1994. Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos* 70: 26-34.
- Aguiar, M.R. y Sala, O.E. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 273-277.
- Aguilera, L.E., Gutiérrez, J.R. y Meserve, P.L. 1999. Variation in soil micro-organisms and nutrients underneath and outside the canopy of *Adesmia bedwellii* (Papilionaceae) shrubs in arid coastal Chile following drought and above average rainfall. *Journal of Arid Environments* 42: 61-70.
- Armesto, J.J., Vidiella, P.E. y Gutiérrez, J.R. 1993. Plant communities of the fog-free coastal desert of Chile: plant strategies in a fluctuating environment. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 271-282.

- Bisigato, A.J. y Bertiller, M.B. 1997. Grazing effects on patchy dryland vegetation in northern Patagonia. *Journal of Arid Environments* 36: 639-653.
- Caldwell, M.M., Dawson, T.E. y Richards, J.H. 1998. Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants. *Oecologia* 131: 151-161.
- Callaway, R.M. 1995. Positive interaction among plants. *Botanical Review* 61: 300-49.
- Charley, J.L. y West, N.E. 1975. Plant-induced soil chemical patterns in some shrub-dominated semi-desert ecosystems in Utah. *Journal of Ecology* 63: 945-963.
- Davison, J. 1988. Plant beneficial bacteria. *Biotechnology* 6: 282-286.
- Dawson, T.E. 1993. Hydraulic lift and water use by plants - implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia* 95:565-574.
- Dawson, T.E. 1996. Determining water use by trees and forest from isotopic, energy balance and transpiration analyses: the roles of tree size and hydraulic lift. *Tree Physiology* 16: 263-272.
- Del Pozo, A.H., Fuentes, E.R., Hajek, E.R. y Molina, J.D. 1989. Zonación microclimática por efecto de los manchones de arbustos en el matorral de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 62: 85-94.
- Denarie, J., Debelle, F. y Rosenberg, C. 1992. Signaling and host range variation in inoculation. *Annual Review of Microbiology* 46: 487-531.
- Emerman, S.H. y Dawson, T.E. 1996. Hydraulic lift and its influence on the water content of the rhizosphere: an example from sugar maple, *Acer saccharum*. *Oecologia* 108: 273-278.
- Espinoza, G.A., Fuentes, E.R. y Molina, J.D. 1988. La erosión: fenómenos naturales y acción del hombre. En *Ecología del Paisaje en Chile Central* (eds Fuentes, E.R. y Prenafeta, S.), pp. 53-64, Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- Farnsworth, R.B., Romney, E.M. y Wallace, A. 1978. Nitrogen fixation by microfloral-higher plant associations in arid to semiarid environments. En *Nitrogen in Desert Ecosystems* (eds West, N.E. y Skujins, J.J. ), pp. 17-19, Dowden Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pennsylvania, USA.
- Fuentes, E.R. 1988. Sinopsis de paisajes de Chile central. En *Ecología del Paisaje en Chile Central* (eds Fuentes, E.R. y Prenafeta, S.), pp. 17-28, Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- Fuentes, E.R. 1994. ¿Qué futuro tienen nuestros bosques? *Hacia la gestión sustentable del paisaje del centro y sur de Chile*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- Fuentes, E.R., Otaiza, R.D., Alliende, M.C., Hoffmann, A.J. y Poiani, A. 1984. Shrub clumps in the Chilean matorral vegetation: Structure and possible maintenance mechanisms. *Oecologia* 62: 405-411.
- García-Moya, E. y McKell, C.M. 1970. Contribution of shrubs to the nitrogen ecology of a desert-wash plant community. *Ecology* 51: 81-88.
- Gutiérrez, J.R. 1992. Effects of low water supplementation and nutrient addition on the aboveground biomass production of annual plants in a Chilean coastal desert site. *Oecologia* 90: 556-559.
- Gutiérrez, J.R., Meserve, P.L., Jaksic, J.M., Contreras, L.C., Herrera, S. y Vásquez, H. 1993a. Structure and dynamics of vegetation in a Chilean semiarid thornscrub community. *Acta Oecologica* 14: 271-285.
- Gutiérrez, J.R., Meserve, P.L., Contreras, L.C., Vásquez, H. y Jaksic, F.M. 1993b. Spatial distribution of soil nutrients and ephemeral plants underneath and outside the canopy of *Porlieria chilensis* shrubs (Zygophyllaceae) in arid coastal Chile. *Oecologia* 95: 347-352.
- Halvorson, W.L. y Patten, D.T. 1975. Productivity and flowering of winter ephemerals in relation to Sonoran desert shrubs.



*American Midland Naturalist* 93: 311-319.

Holmgren, M. y Scheffer, M. 2001. El Niño as a window of opportunity for the restoration of degraded arid ecosystems. *Ecosystems* 4: 151-159.

Holmgren, M., Scheffer, M. y Huston, M.A. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78: 1966-1975.

Holmgren, M., Scheffer, M., Ezcurra, E., Gutiérrez, J.R., y Mohren, G.M.J. 2001. El Niño effects on the dynamics of terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 89-94.

Horton, J.L. y Hart, S. 1998. Hydraulic lift: a potentially important ecosystem process. *Trends in Ecology & Evolution* 13 (6): 232 - 235.

Joffre, R. y Rambal, S. 1988. Soil water improvement by trees in the rangelands of southern Spain. *Acta Oecologica* 9: 405-422.

Keeley, S.C. y Johnson, A.W. 1977. A comparison of the pattern of herb and shrub growth in comparable sites in Chile and California. *American Midland Naturalist* 97: 120-132.

Kummerow, J. 1966. *Aporte al conocimiento de las condiciones climáticas del bosque de Fray Jorge*. Boletín Técnico N° 24, Facultad de Agronomía, Universidad de Chile, Chile.

León, M.F. 2002. *¿Hay ocurrencia de levantamiento hidráulico en los arbustos nativos de secano costero del Norte Chico de Chile?* Seminario de Título para optar al Título de Ingeniero Agrónomo y al Grado Académico de Licenciado en Agronomía. Departamento de Agronomía, Facultad de Ciencias, Universidad de La Serena, La Serena, Chile.

León, M.F. y Squeo, F.A. 2003. Levantamiento hidráulico: la raíz del asunto. En *Ecofisiología de Plantas* (ed. Cabrera, H.M.). Ediciones Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, Chile. (En prensa).

Muller, C.H. 1953. The association of desert annuals with shrubs. *American Journal of Botany* 40: 53-60.

Nakas, J.P. y Klein, D.A.. 1980. Mineralization capacity of bacteria and fungi from the rhizosphere-rhizoplane of a semiarid grassland. *Applied and Environmental Microbiology* 39: 113-117.

Narria, M. y Squeo, F.A. Evaluación experimental de la interacción por el uso del agua entre adultos y plántulas de dos grupos funcionales (raíces superficiales versus dimórficas). En prep.

Niering, W.A., Whittaker, R.H. y Lowe, C.H. 1963. The saguaro: a population in relation to its environment. *Science* 142: 15-23.

Nishita, N. y Haug, R.M. 1973. Distribution of different forms of nitrogen in some desert soils. *Soil Science* 116: 51-58.

Novoa, J.E. y López, D. 2001. IV Región: El escenario geográfico físico. En *Libro Rojo de la Flora Nativa y de los Sitios Prioritarios para su Conservación: Región de Coquimbo* (eds. Squeo, F.A., Gutiérrez, J.R. y Arancio G.), pp. 13-28, Ediciones Universidad de La Serena, La Serena, Chile.

Olivares, N.B. 2003. *Diversidad de sistemas radiculares de especies perennes en dos ambientes del desierto costero de Chile: El Romeral (29°S) y Paposo (25°S)*. Tesis para optar al grado académico de Magíster en Ciencias Biológicas mención Ecosistemas Áridos. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de La Serena, La Serena, Chile.

Olivares, S.P. y Squeo, F.A. 1999. Patrones fenológicos en especies arbustivas del desierto costero del norte - centro de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 353 - 370.

Ovalle, C., Aronson, J., Avendaño, J., Meneses, R. y Moreno, R. 1993. Rehabilitation of degraded ecosystems in central Chile and its relevance to the arid 'Norte Chico'. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 291-303.

Pate, J.S. y Dawson, T.E. 1999. Assessing the performance of woody plants in uptake and utilization of carbon, water and nutrients. Implications for designing agricultural mimic systems. *Agroforestry Systems* 45: 245 - 275.

- Patten, D.T. 1978. Productivity and production efficiency of an upper Sonoran Desert ephemeral community. *American Journal of Botany* 65: 891-895.
- Romney, F.M., Wallace, A. y Hunter, R.B. 1978. Plant response to nitrogen fertilization in the northern Mojave Desert and its relationship to water manipulation. En *Nitrogen in Desert Ecosystems* (eds. West, N.E. y Skujins, J.J.), pp. 232-243, Dowden Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pennsylvania, USA.
- Rundel, P.W., Dillon, M.O., Palma, B., Mooney, H.A. y Gulmon, S.L. 1991. The phytogeography and ecology of the coastal Atacama and Peruvian deserts. *Aliso* 13: 1-49.
- Shachak, M., Sachs, M. y Moshe, I. 1998. Ecosystem management of desertified shrublands in Israel. *Ecosystems* 1: 475-483.
- Shippers, B., Bakker, A.W. y Baker, A.H.M. 1987. Interactions of deleterious and beneficial rhizosphere microorganisms and the effect of cropping practices. *Annual Review of Phytopathology* 25: 339-358.
- Solbrig, O.T. 1984. The Southern Andes and Sierras Pampeanas. *Mountain Research & Development* 4: 97-190.
- Squeo, F.A. y Ehleringer, J.R. 2003. Isótopos Estables: una Herramienta Común para la Ecofisiología Vegetal y Animal. En *Ecofisiología de Plantas* (ed. Cabrera, H.M.). Ediciones Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, Chile. (En prensa).
- Squeo, F.A., Olivares, N., Olivares, S., Pollastri, A., Aguirre, E., Aravena, R., Jorquera, C. y Ehleringer, J.R. 1999. Grupos funcionales en arbustos desérticos del norte de Chile, definido sobre la base de las fuentes de agua utilizadas. *Gayana Botanica* 56: 1-15.
- Squeo, F.A., Olivares, N., Valenzuela, A., Pollastri, A., Aguirre, E., Aravena, R., Jorquera, C. y Ehleringer, J.R. 2000. Fuentes de agua utilizadas por las plantas desérticas y su importancia en planes de manejo y restauración ecológica. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 65: 95-106.
- Steenbergh, W.F. y Lowe, C.H. 1969. Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument. *Ecology* 50: 825-834.
- Tiedemann, A.R. y Klemmenson, J.O. 1973. Nutrient availability in desert grassland soils under mesquite (*Prosopis juliflora*) trees and adjacent open areas. *Soil Science Society American Proceedings* 37: 107-111.
- Tilman, D. 1980. Resources: A graphical mechanistic approach to competition and predation. *American Naturalist* 116: 362-393.
- Tilman, D. 1982. *Resource competition and community structure*. University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Torres, R., Squeo, F.A., Jorquera, C., Aguirre, E. y Ehleringer, J.R. 2002. Evaluación de la capacidad estacional de utilizar eventos de precipitación en tres especies de arbustos nativos con distintos sistemas radiculares. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 737-749.
- Valiente-Banuet, A. y Ezcurra, E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxxaunia teterzo* and the nurse plant *Mimosa luisana*. *Journal of Ecology* 79: 961-971.
- Vidiella, P.E. y Armesto, J.J.. 1989. Emergence of ephemeral plant species from soil samples of the Chilean coastal desert in response to experimental irrigation. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 99-107.
- West, N.E. y Klemmenson, J.O. 1978. Structural distribution of nitrogen in desert ecosystems. En *Nitrogen in Desert Ecosystems* (eds West, N.E. y Skujins, J.J.), pp. 1-16, Dowden Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pennsylvania, USA.
- West, N.E. y Skujins, J.J. 1978. *Nitrogen in Desert Ecosystems*. Dowden Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pennsylvania, USA.